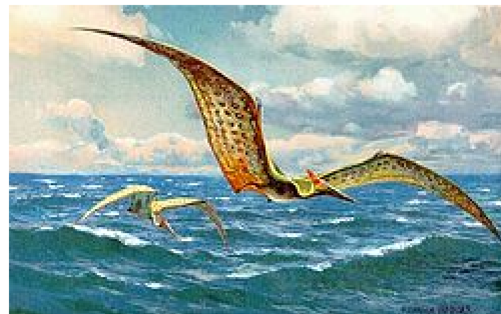
# Pterosauri

**Pterosauri** (lat.: *Pterosauria*) su izumrli leteći gmazovi koji formiraju kladus ili red *Pterosauria*. Često se navode kao dinosauri, ali u dinosaure spadaju isključivo gmazovi s uspravnim stavom (kladus *Dinosauria*).

Pterosauri se također često nazivaju pterodaktilima, što je netočno. Izraz pterodaktil odnosi se na rod *Pterodactylus*,[1] a u širem smislu na podred Pterodactyloidea.[2][3] U evoluciji kralježnjaka tri puta su se pojavile životinje sa sposobnosti leta. Prvi su bili pterosauri, a ptice i šišmiši su se pojavili kasnije. Najstariji pterosauri živjeli su u periodu kasnog trijasa prije oko 228 milijuna godina. Živjeli su sve do masovnog izumiranja na kraju perioda krede, prije oko 65 milijuna godina.

Kod pterosaura se razlikuju dva bitno različita tipa. S jedne strane, tu su pterosauri dugog repa (*Rhamphorhynchoidea*), koji su uz to imali i relativno kratke kosti zapešća. U njih spadaju najraniji rodovi i oni su nestali u kasnoj juri. Nakon njih su došli pterosauri kratkog repa (*Pterodactyloidea*), koji su imali vrlo kratak rep ili ga uopće nisu ni imali, a kosti zapešća su im bile duge. Prvi put su se pojavili sredinom jure, a izumrli su na kraju krede. U taksonomiji je odbačen stav da su kratkorepi pterosauri potekli od dugorepih. Dugorepi su u smislu filogenetske sistematike parafiletična grupa.

**Pterosauri**



*Pteranodon*, nacrtao Heinrich Harder (1916.)

**Status zaštite**

**Status zaštite: Fosili**

**Sistematika**

| | |
|---|---|
| **Carstvo**: | Animalia |
| **Koljeno**: | Chordata |
| **Razred**: | Reptilia |
| **Red**: | †**Pterosauria** Kaup, 1834. |

**Podredovi**

* †Pterodactyloidea

- †Rhamphorhynchoidea (parafiletična)

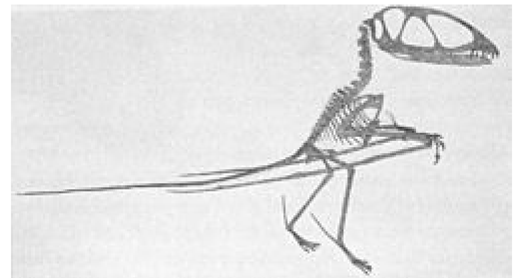
**Sinonimi**

* **Pterosauromorpha** (Padian, 1997.)

## Sadržaj

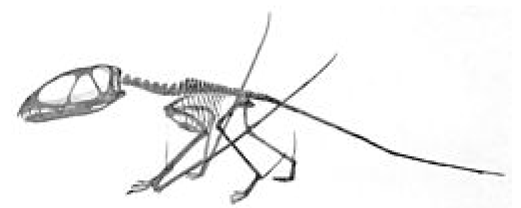
# Način života

## Kretanje



Rekonstrukcija kostura *Dimorphodona* koji stoji na stražnjim nogama

Jedno vrlo važno pitanje u vezi ponašanja pterosaura je način na koji su letjeli. Pri tome je sasvim sigurno da su manje vrste bile sposobne za aktivan let. Veliki kredski pteosauri su vjerojatno jedrili, kao i ptice grabljivice na privjetrinama, ili su dinamično jedrili, kao današnji albatrosi, na brzim horizontalnim vjetrovima u zavjetrinama valova, pa su tako vjerojatno trošili manje energije za prelaženje velikih udaljenosti. Međutim, i te životinje su ponekada morale biti u stanju aktivno letjeti kako bi postigle visinu.



*Dimorphodon* u četveronožnom stavu

Upravo iz tog razloga što je za let potrebna velika količina energije smatra se da su oni bili toplokrvni i dobrim dijelom pokriveni kožom. Za to daje dokaze i fosil vrste *Sordes pilosus* („Dlakavi vrag“) i otisci koji nalikuju na dlake pronađeni kod drugih fosila pterosaura u pločastom krečnjaku u Solnhofenu i u nalazištu kod Holzmadena.

Budući da su zadnji udovi pterosaura bili vrlo slabo razvijeni, postavlja se pitanje kako su se oni kretali na tlu. Kao odgovor na ovo pitanje postoje dvije teorije. Kevin Padian i Jeremy Raynor smatraju da su se kretali kao današnje ptice, na zadnjim udovima. To podupiru činjenicom da su im noge bile građene isto kao i kod današnjih ptica i nalazile su se na otprilike istom dijelu tijela. David Unwin i Peter Wellnhofer opet smatraju da su se pterosauri kretali na četiri noge, koristeći ruke (kao i današnji vampirski šišmiši), prilikom čega je dugi prst koji je držao krilnu kožu bio postavljen prema natrag.[4] Pri tome pretpostavljaju da je krilna koža bila povezana i sa zadnjim udovima. Trenutno je prihvaćena ova posljednja teorija. Istraživanja strukture zdjelice rodova *Anhanguera* i *Campylognathoides* pokazala su da pterosauri nisu mogli postaviti noge direktno ispod tijela [5] a naročito su se veliki pterosauri vrlo teško mogli kretati samo na zadnjim udovima. Do danas, međutim, ništa nije sasvim sigurno zaključeno po tom pitanju.

Moguće je i da su različite vrste koristile različita rješenja. Vrlo je moguće da su se manje vrste kretale na zadnjim, a veće i teže na sva četiri uda.

### Zračne vreće i disanje

Istraživanje iz 2009. godine pokazalo je da su pterosauri imali sustav zračnih vreća kombiniranih s plućima i precizno kontroliranu skeletalnu pumpu za disanje, koja je podržavala protjecanje zraka kroz pluća analogno današnjim pticama. Prisutnost potkožnog sustava zračnih vreća barem kod nekih pterodaktiloida dodatno bi smanjila gustoću živuće životinje.[6]

### Ishrana, stanište i razmnožavanje

Pterosauri su vjerojatno bili lovci i mesožderi. Rani pterosauri s dugim repom su se vjerojatno pretežno hranili ribom i lignjama i živjeli na obalama mora ili drugih vodenih površina. Jedan znak toga su dugi zubi koji su djelovali kao zamke za ribe, savršeni za hvatanje i zadržavanje riba. Živjeli su u velikim kolonijama kao današnje morske ptice. Kasniji pterosauri su se vjerojatno hranili i kukcima. Jedan vrlo neobičan pterosaur iz Južne Amerike, *Pterodaustro*, imao je vrlo duge i izuzetno tanke zube koji su služili kao zamka za ribe. Vjerojatno je pomoću njih filtrirao vodu i hranio se planktonom kao današnji plamenci.



*Anhanguera piscator* iz perioda rane krede hranila se pretežno ribom

Iako je većina fosila pterosaura pronađena na područjima gdje su postojale velike količine vode, neupitno je da su mnoge vrste živjele i u unutrašnjosti kontinenata, u šumama, planinama pa i pustinjama. Mali broj fosila iz takvih područja rezultat je loših uvjeta za očuvanje kostiju, ali i činjenice da su njihove kosti bile vrlo tanke i krhke.

Pterosauri su bili arhosauri koji su nesli jaja. To je jasno dokazalo otkriće jednog fosiliziranog embrija iz perioda rane krede (prije oko 121 milijuna godina) u provinciji Liaoning na sjeveroistoku Kine. Otkriveno jaje bilo je nešto manje od kokošijeg i sadržavalo je dobro očuvan kostur, a mogli su se raspoznati i otisci kože i tkiva na krilima. Raspon krila kod ove životinje, za koju se smatra da je bila kratko pred izlijeganjem, iznosio je 27 cm i pokazuje da su oni vjerojatno bili potrkušci i mogli letjeti i samostalno se hraniti kratko nakon izlijeganja.[7]

Teorija da su pterosauri živjeli u kolonijama temelji se, prije svega na teoretskim pretpostavkama, a zatim i na jednom otkriću u pustinji Atacama u Čileu, gdje su na malenom prostoru pronađeni ostaci mnogo mladih pterosaura.

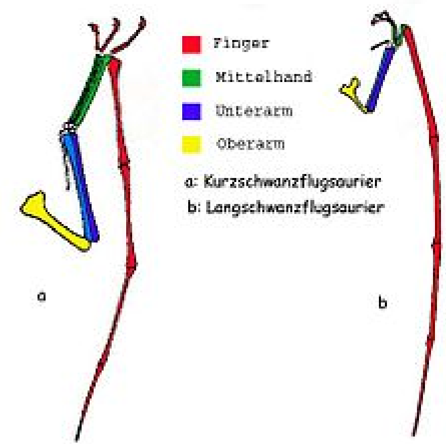
## Anatomija

### Kosti krila

Najupadljivija osobina pterosaura su njihova velika krila koja su im omogućavala jedrenje i aktivan let. Letna membrana nalazila se između tijela životinje i ruku s jako izduženim četvrtim prstom, koji odgovara malom prstu kod ljudi. Ostala tri prsta su bila odvojena od letne kože, a nedostajao je prvi prst.

Kosti koje su činile krila kod pterosaura u pravilu su bila šuplje i vrlo tanke. Imale su mnoge šupljine ispunjene zrakom kako bi se umanjila njihova ukupna težina. Krajevi većih kostiju bili su pojačani trabekulama. Iz tog razloga se u pravilu pronalaze samo djelići letnih kostiju, a netaknute kosti su rijetke. Letne kosti kod dvije priznate grupe pterosaura se jasno razlikuju.

Krila dugorepih pterosaura imala su kratku ramenu kost s relativno kratkim kostima zapešća. Za razliku od njih, četiri kosti kojima su završavali prsti bile su vrlo duge. Pandže su se nalazile na kostima zapešća. Podlaktica se, kao i kod svih kralježnjaka, sastojala od dvije kosti, od kojih je lakatna kost (*ulna*) bila duža od palčane kosti (*radius*). U presjeku su krajevi gotovo svih kostiju imali oblik srca, a glavni dio bio je ovalan.



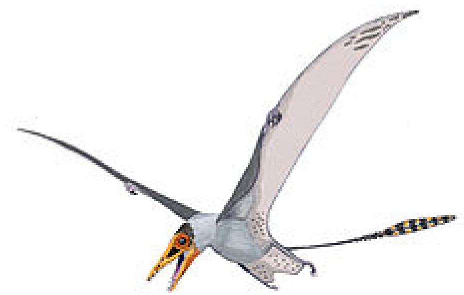
Tipovi krila; a) pterosauri kratkog repa b) pterosauri dugog repa

Za razliku od njih, kod kratkorepih pterosaura su nadlaktica i lakatna kost bile masivnije i duže, a palačna kost bila je iste dužine kao i lakatna kost, samo tanja. Kosti zapešća bile su mnogo duže nego kod ranijih vrsta pterosaura, dok su prsti postali kraći. Većina kratkorepih pterosaura imala je četiri prsta, a pandže su bile jako istaknute i nalazile se na produženim kostima zapešća. Stijenke kostiju bile su tanje nego kod dugorepih pterosaura i postajale su deblje prema kraju kosti. U presjeku su bile šuplje i trokutne, a na krajevima ovalne. Te su osobine jako izražene kod većih vrsta.

Pterosauri su također imali i za njih karakterističnu pteroidnu kost (vidi dolje).

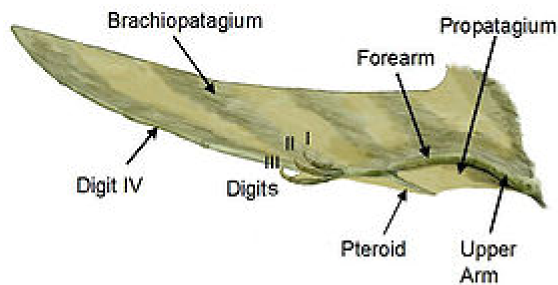
## Dijelovi krila

Sama krila sastojala su se od kožne membrane koja je bila pojačana tzv. aktinofibrilama,[8] zbijenim vlaknima koja su stabilizirala krila i sprječavala njihovo cijepanje. Aktinofibrile su činile tri sloja u krilima, stvarajući križne strukture kada su bili položeni jedni na druge. Nije točno poznato od čega su se one sastojale, ali znanstvenici smatraju da su moguće gradivne komponente bile keratin, mišići ili neke elastične strukture. Aktinofibrile se mogu vidjeti kod nekih dobro očuvanih primjeraka iz formacije Santana. Krilne membrane su također sadržavale i jedan tanak sloj mišića, vlaknastih tkiva i jedinstven i složen krvožilni sustav od isprepletenih krvnih žila.[9]


Primjerci roda *Sordes* dokazuju mogućnost da su pterosauri imali kruropatagium (membranu koja je povezivala zadnje udove, ali ne i rep, kao što je slučaj kod uropatagiuma šišmiša)

Krilna membrana pterosaura dijeli se na tri glavna dijela. Prvi, koji se naziva propatagium ("prva membrana"), bio je smješten u prednjem dijelu krila, spojen s člankom i ramenom. Moguće je da su za tu membranu bila povezana i prva tri prsta ruke.[9] Brahiopatagium ("membrana ruke") bila je glavna membrana koja se nalazila između jako izduženog četvrtog prsta i zadnjih udova (iako nije sasvim sigurno gdje se točno spajala s nogama, moguće je da je to variralo između vrsta). Također, mnoge grupe pterosaura imale su membranu koja je povezivala noge, a možda i rep i nazivala se uropatagium; nije poznato na kolikom dijelu tijela se ta membrana prostirala, ali istraživanja primjeraka roda *Sordes* pokazuju da je ona jednostavno povezivala noge, ali ne i rep (pa bi se stoga trebala nazivati kruropatagium). Znanstvenici se slažu da su *Rhamphorhynchoidea* imali širi uro/kruropatagium, dok su *Pterodactyloidea* samo imali membrane duž nogu; *Pteranodon* je možda ponovo razvio uropatagium, sudeći prema strukturi njegovog repa.

Jedna kost jedinstvena za pterosaure, zvana pteroidna kost, bila je pričvršćena za članak i podržavala propatagium, koji se nalazio između članka i ramena. Dokazi da su i tri prsta kod pterosaura bila povezana kožom možda ukazuju na to da je ta membrana bila ekstenzivnija od jednostavnog povezivanja ramena i članka, kako se to često prikazuje u restauracijama.[9] Pozicija same pteroidne kosti je kontroverzna. Neki znastvenici, kao David Unwin, smatraju da je ona bila okrenuta prema naprijed, šireći prednju membranu.[10]



Dijelovi krila

Međutim, Chris Bennett je 2007. u jednom članku to snažno poricao i pokazao da pteroidna kost nije bila uzglobljena onako kako se to prije smatralo i da nije mogla biti okrenuta prema naprijed, već prema tijelu.[11]

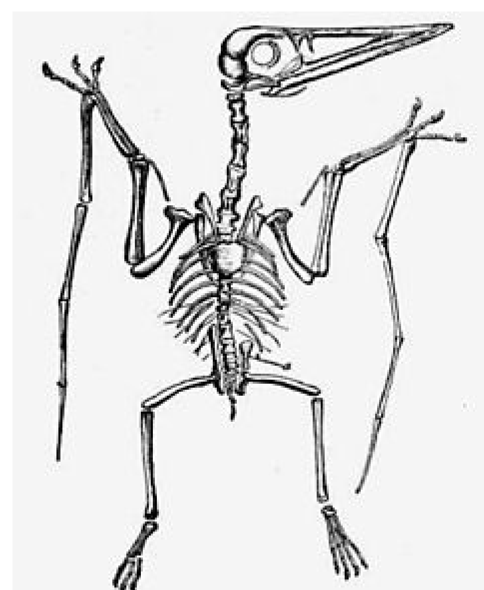
Tri vrste dokaza - morfološki, histološki i razvojni - ukazuju na to da je pteroidna kost zaista kost, a ne okoštala hrskavica. Njezino podrijetlo nije utvrđeno: mogla bi biti modificirana kost pešća, prva kost zapešća ili kost koja je nastala zasebno.[12]

Znanstvenici još uvijek raspravljaju da li su glavne krilne membrane bile povezane sa stražnjim udovima, a ako jesu, na kojem mjestu. Fosilni ostaci ramforinkoida *Sordesa*,[13] anurognatida *Jeholopterusa*[14] i pterodaktila iz formacije Santana pokazuju da je krilna membrana uistinu bila vezana za zadnje udove, barem kod nekih vrsta.[15] Međutim, današnji šišmiši i leteće vjeverice pokazuju razne varijacije u ekstenzivnosti svojih membrana, pa je moguće da su i različite vrste pterosaura imale različite izglede krila. Analize proporcija udova pterosaura pokazuju da su u vezi s tim postojale znatne varijacije.[16]

Mnogi, a ako ne i svi pterosauri imali su prste na stopalima povezane kožicom.[17]

## Kralježnica

Kralježnica pterosaura se jasno razlikuje od one kod ranih gmazova i prilagođena je načinu života u zraku. Po nekim svojim funkcijama jako nalikuje kralježnici kod ptica (konvergentna evolucija) s upadljivim ramenim pojasom i velikim prostorom na području zdjelice. Leđa su bila vrlo kratka i omogućavala su samo ograničeno pokretanje. Najduži kralješci nalazili su se u području vrata, a njih je najviše i pronađeno.


*Pterodactylus spectabilis*

Vratni dio kralježnice je u odnosu na njen ostatak vrlo dug. Kod primitivnih pterosaura sastojao se od devet kralježaka, a kod većih i naprednijih vrsta se njihov broj smanjio na šest. Prva dva kralješka su kod većine vrsta bila spojena u jedan kralježak. Koštani zid kralježaka bio je tanak, a u unutrašnjosti se nalazila spužvasta tvar s velikim prazninama ispunjenim zrakom. Rebra na vratu nisu postojala.

Kralježnica u predjelu prsa sastojala se od najviše 12 kralježaka, a većina je vrsta imala manje. Prvi kralješci bili su urasli u jednu masivnu ramenu strukturu, na kojoj su počinjale lopatice (*Scapulae*). Kod nekih vrsta formirala se duga kost koja je obuhvaćala šest do osam kralježaka.

Kralježnica u predjelu leđa sastojala se od oko 6 kralježaka i bila je vrlo kratka i zbijena. Kao i kod svih ostalih kostiju kralježnice i oni su također imali noseću gredu, ali su sa strane imali veliki otvor, kroz koju su u potpunosti prolazile kosti. Kod većine vrsta s tim su kralješcima bila povezana kratka trbušna rebra.

Kralježnica u predjelu križne kosti bila je spojena u jednu veliku kost, s kojom su bile spojene kosti zdjelice. Kod ranih dugorepih pterosaura ta je struktura bila relativno slabo spojena, ali je kod kratkorepih pterosaura bila spojena u jednu kost. Ovaj dio kralježnice činilo je između šest i osam kralježaka.

Kralješnica repa je kod dugorepih pterosaura bila izrazito duga i mogla se sastojati od više od 35 kralježaka. Kod nekih se na kraju repa nalazila još jedna membrana koja je vjerojatno služila za stabiliziranje tijela tijekom leta i određivanje smjera. Kod kratkorepih pterosaura broj repnih kralježaka je znatno smanjen.



Rameni pojas kod roda *Anhanguera*

## Lubanja i zubi

Lubanja pterosaura je, kao i ostatak njihovog tijela, imala mnoge ptičje osobine. Glavna razlika sastojala se u postojanju zuba u čeljusti, što je bilo posebno izraženo kod ranih pterosaura. Najmasivnije strukture, a time i one koje se najčešće očuvaju, bili su vrhovi čeljusti, kao i čeljusni nastavak na kvadratnu kost.

Glavna osobina pterosaura je prsten od koštanih ploča koji se nalazio oko oka i čija je svrha nepoznata. Vjerojatno je služio za ravnomjernu raspodjelu tlaka. Osim toga, pterosauri su posjedovali i treći otvor na lubanji (ispred oka), što je karakteristično za sve arhosaure, a otvor iza oka bio je reduciran. Mnogi pterosauri s kratkim repom imali su visoke i duge krijeste, koje su služile za pojačavanje glasanja ili za stabilizaciju tijekom leta. Prvi otkriveni ostatak, a možda i najpoznatiji, je upadljiva krijesta uperena prema natrag kod nekih vrsta roda *Pteranodon*, iako su neki pterosauri, poput tapejarida i *Nyctosaurusa*, imali izuzetno velike krijeste koje su često imale keratinske nastavke ili nastavke od mekog tkiva na koštanoj osnovi.


Lubanja *Pteranodona* (nije imao zube)



Kralješnica kod roda *Anhanguera*

Još od 1990-ih došlo se do novih otkrića istraživanjem starih primjeraka i pokazalo se da su krijeste bile mnogo rasprostranjenije među pterosaurima nego što se to prije mislilo. One su se većim dijelom (ili potpuno) sastojale od keratina, koji se ne fosilizira tako dobro kao kosti.[18] U slučajevima pterosaura kao što su *Pterorhynchus* i *Pterodactylus*, prava dužina krijeste otkrivena je pomoću ultraljubičaste fotografije.[19][20] Otkriće *Pterorynchusa* i *Austriadactylusa*, dva ramforinkida s krijestama, pokazalo je da su i primitivni pterosauri imali krijeste (prije toga se smatralo da su postojale samo kod naprednijih pterodaktila).[18]

Zubi se također vrlo često očuvaju, ali je u razdoblju krede postojao veliki broj vrsta bez zuba u čeljusti. Prvi pterosauri imali su zube s više vrhova, koji su kod *Rhamphorhynchusa* zamijenjeni dugim zubima s jednim vrhom. Ti zubi nalazili su se u dugim i tankim čeljustima. Neki pterosauri s dugim repom nisu imali zube.

Tijekom kasne jure broj se zubi u pterosaura smanjuje. Neke vrste zadržale su zube u prednjem dijelu čeljusti, a druge su ih potpuno izgubile i razvile čeljusti slične kljunu. Ni jedan od velikih pterosaura kasne krede nije imao zube.

## Živčani sustav

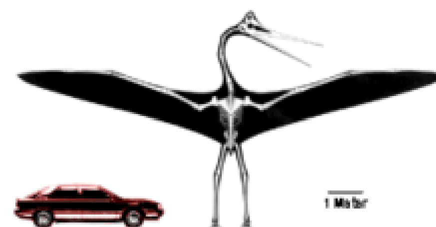
Jedno istraživanje provedeno na mozgovima pterosaura uz pomoć rentgena pokazalo je da su oni (*Rhamphorhynchus muensteri* i *Anhanguera santanae*) imali velik *flocculus*, dio mozga koji prima signale iz mišića, kože, organa za ravnotežu i zglobova.[21]

Taj dio mozga činio je 7,5% sveukupne mase mozga, više nego kod i jednog drugog kralježnjaka. Flocculus kod ptica, za usporedbu, čini između 1 i 2% mase mozga.[21]

On šalje živčane signale koji izazivaju smalene, automatske kretnje u mišićima oka. Tako se slika u mrežnici održava stabilnom. Pterosauri su vjerojatno razvili velik flocculus zbog svojih velikih krila koja su slala mnoštvo živčanih signala u mozak.[21]

## Veličina

Slijedi popis pterosaura s rasponom krila od 5 m ili većim:



*Quetzalcoatlus*, usporedba veličine

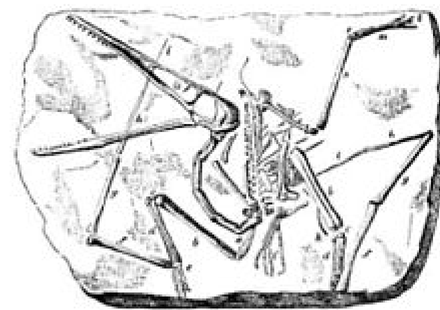
1. *Hatzegopteryx thambema* 10–11 m [22]
2. *Quetzalcoatlus northropi* 10–11 m [17][22]
3. *Ornithocheirus mesembrinus* 8,2 m
4. *Geosternbergia maysei* 7,25 m [23]
5. *Arambourgiania philadelphiae* 7 m [24]
6. *Coloborhynchus capito* 7 m [25]
7. *Moganopterus zhuiana* 7 m [26]
8. *Pteranodon longiceps* 6,25 m [23]
9. *Tupuxuara longicristatus* 6 m [27]
10. *Santanadactylus araripensis* 5,7 [28]
11. *Cearadactylus atrox* 5,5 m [28]
12. *Caulkicephalus trimicrodon* 5 m [29]
13. *Istiodactylus latidens* 5 m [28]
14. *Lacusovagus magnificens* 5 m [30]
15. *Liaoningopterus gui* 5 m
16. *Phosphatodraco mauritznicus* 5 m

Najmanji poznati pterosaur bio je *Nemicolopterus* s rasponom krila od oko 250 mm.[31] (Taj primjerak je možda bio mladunac, što znači da bi odrasle jedinke bile veće.)

# Otkriće

Kao i dinosauri, nakon svog otkrića pterosauri su izazvali ogromnu fascinaciju. Fosili pterosaura pripadaju prvim pronađenim fosilima kopnenih kralježnjaka uopće i istražuju se još od početka povijesti paleontologije početkom 19. stoljeća. Prvog pterosaura opisao je Cosimo Alessandro Collini 1784. godine. Vrlo dobro očuvani ostaci iz južne Engleske i Njemačke učinili su ih vrlo popularnim među znanstvenicima, ali i narodom. Među prvim otkrivenim vrstama su *Dimorphodon macronyx*, kojeg je otkrila Mary Anning u formaciji Lias kod Lyme Regisa, zatim *Rhamphorhynchus* i *Pterodactylus* iz kasne jure u pločastom vapnencu kod Solnhofena. Oni su opisani kao *najkrasnijim stvorenjima pretpovjesnog svijeta*. Njemački prirodoslovac Georg August Goldfuß je 1831. godine predstavio mišljenje da su te životinje izgledale kao da su nastale iz fantazije prirode.

Tijekom 19. i 20. stoljeća porastao je broj pronađenih fosila, ali i njihova raznolikost, pa su nove grupe otkrivane sve češće. Pločasti vapnenac iz Solnhofena i Eichstätta ispostavili su se kao bogata nalazišta ostataka pterosaura. Tu je 1839. pronađen dobro očuvani *Rhamphorhynchus longicephalus* kao prvi pterosaur s dugim i potpunim repom. U istim slojevima pronađeni su i primjerci s kratkim repom, koje su očito živjeli u isto vrijeme. U Engleskoj je formacija *Wealden* bila vrlo bogata fosilima životinja, koje je Gideon Mantell opisao kao ptice (1822., 1827. i 1837.); Owen ih je 1846. prepoznao kao pterosaure. Seeley je te fosile svrstao u rod *Ornithocheirus*. Othniel Charles Marsh je 1870. u Kansasu otkrio ostatke ogromnog *Pteranodona*, prvog pterosaura pronađenog u Sjevernoj Americi. Felix Plieninger je 1895. godine uveo podjelu pterosaura na dugorepe i kratkorepe, koja je tek u posljednjem desetljeću revidirana pomoću filogenetskih istraživanja.


*Pterodactylus*

Također se tijekom 20. stoljeća povećao broj fosila i vrsta. Uz klasična nalazišta pronađena su i druga, koja su pokazala da su te životinje bile rasprostranjene u cijelom svijetu. Među nalazišta izrazito bogata fosilima su formacija Santana u Brazilu, Paki u Senegalu i sjeverna Kina.

# Trijaski pterosauri

**Trijaski pterosauri:**

- **incertae sedis**
  - ***Preondactylus***
- **Campylognathoididae**
  - ***Austriadactylus***
  - ***Eudimorphodon***
- **Dimorphodontidae**
  - ***Peteinosaurus***

Prvi pterosauri pojavili su se u periodu kasnog trijasa prije oko 228 milijuna godina. Od pterosaura iz tog perioda pronađeni su samo fragmenti kostiju, a potpune lubanje i kosturi su rijetki. Rane vrste prepoznaju se prije svega po zubima, koji su imali više šiljastih vrhova. Zubi kod kasnijih vrsta imaju samo jedan vrh i duguljastog su i izduženog oblika. Kod naprednijih su kosti masivnije i imale su deblje stijenke, a unutrašnjost je sadržala manje praznog prostora.


*Eudimorphodon*

Svi trijaski i ranojurski pterosauri imali su duge repove, a mnogi su se isticali i po vrlo dugim zubima, kao npr. *Rhamphorhynchus*.

Vjerojatno su najbolje očuvani kosturi oni kod vrste *Eudimorphodon ranzi*. Primjerak je pronađen u kremenu kod grada Cene, u blizini sjevernoitalskog grada Bergamoa. U predjelu trbušne šupljine pronađeni su ostaci njegovog posljednjeg obroka koji se sastojao od riba. Očito je da su se pripadnici njegove vrste hranili ribom.

Eudimorfodontidi su od početka evolucije pterosaura igrali vrlo važnu ulogu zato što su se od njih poslije razvili prvi predstavnici dimorfodontida i ramforinkida. Ta dva taksona bila su prisutna i u juri, dok su eudimorfodontidi izumrli krajem trijasa.

Većina najpotpunijih fosila pterosaura iz trijasa potječe iz Italije: iz krečnjaka u Zorzinu kod Cene u Lombardiji i iz doline Preone u Alpama.

# Jurski pterosauri

**Jurski pterosauri:**

- **Rhamphorhynchoidea**
  - **Anurognathidae**
  - **Campylognathoididae**
  - **Dimorphodontidae**
  - **Rhamphorhynchidae**
- **Pterodactyloidea**
  - **Ctenochasmatidae**
  - **Dsungaripteridae**

U juri je kod pterosaura došlo do velikih evolutivnih promjena. Oni su se proširili diljem svijeta i zauzimali su razna staništa. Dugorepi pterosauri iz ovog razdoblja pretežno su imali duge zube koji su se prema svome vrhu sužavali. Kod nekih su vrsta zubi bili nazubljeni, ali kod većine su bili glatki.



*Dimorphodon*

Dugorepi pterosauri nestali su sredinom jure. Iz njih su se još početkom jure razvili kratkorepi pterosauri, koji su imali jako reduciran rep, kraće zube i duže kosti zapešća.

Tijekom jure pterosauri su se razvili u jednu vrlo uspješnu grupu kralježnjaka. Početkom i sredinom jure razvili su se novi taksoni iz trijaskih dimorfodontida i rhamforinkida.

Kratkorepi pterosauri dobili su veću ulogu tek u kasnoj juri. U to je vrijeme došlo do najvećeg pojavljivanja novih vrsta pterosaura, koji su sada zauzimali razna staništa u svim dijelovima svijeta.

Jedno vrlo bogato nalazište pterosaura iz jure je pločasti krečnjak kod Eichstätta i Solnhofena, u kojem je pronađen i *Archaeopteryx*. Uvjeti za očuvanje fosila u toj vrsti stijene bili su izrazito dobri, pa su često pronađeni otisci krilne kože i mekog tkiva. Tu su pronađeni kosturi *Rhamphorhynchusa* i *Pterodactylusa*.

Drugo odlično nalazište iz jure su planine Karatau u Kazahstanu. Tu su pronađeni ostaci vrste *Sordes pilosus* s očuvanim krilnim membranama.

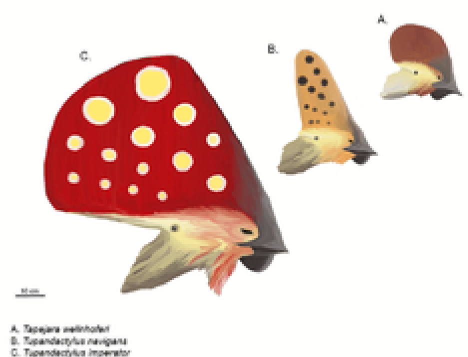
# Kredski pterosauri

**Kredski pterosauri:**

- **Azhdarchidae**
- **Ctenochasmatidae**
- **Dsungaripteridae**
- **Istiodactylidae**
- **Lonchodectidae**
- **Nyctosauridae**
- **Ornithocheiridae**
- **Pteranodontidae**
- **Tapejaridae**

U kredi su se razvile najveće vrste pterosaura, a to je bio slučaj i s dinosaurima i drugim životinjskim skupinama (pleziosauri, mosasauri, ihtiosauri). U ovom su razdoblju živjeli samo pterosauri kratkog repa.

Veliki su pterosauri živjeli u cijelom svijetu, ali postojale su i manje vrste. Ti manji pterosauri bili su u izravnoj konkurenciji s pticama koje su se nedavno razvile i rasprostranile u cijelom svijetu.




Izgled krijesti kod tri vrste tapejarida. Odozgo prema dolje: *Tapejara wellnhoferi*, *"Tapejara" navigans*, *Tupandactylus imperator* (nacrtane u mjerilu).

Do 1970-ih godina sjevernoamerički *Pteranodon* se smatrao najvećim pterosaurom zato što je raspon njegovih krila iznosio oko 8 metara. Kada je otkriven *Quetzalcoatlus* (nazvan po aztečkom bogu Quetzalcoatlu, koji je imao izgled pernate zmije), mjerenjem mase njegove lubanje i usporedbom s istom kod drugih pterosaura, dobijen je raspon krila od 12 metara.

Jedno vrlo važno i bogato nalazište fosila pterosaura iz kasne krede je zavala Araripe u Brazilu; tu su najpoznatiji slojevi formacije Crato i formacije Santana. U njima su pronađeni mnogi pterosauri, između ostalih *Anhanguera*, *Criorhynchus*, *Ornithocheirus*, *Tapejara*, *Thalassodromeus*, *Ludodactylus* i *Tupuxuara*.

Još jedno važno nalazište kredskih pterosaura je Xinjiang u Kini, gdje su pronađeni i ostaci vrlo važnih dinosaura (nekih od njih s perjem) i sisavaca (npr. *Hadrocodium wui*). Od pterosaura, pronađeni su *Dsungaripterus wei* i *Noripterus complicidens*, koji se ističu po svojim čeljustima. Isto kao što je slučaj u Solnhofenu i u formaciji Crato, fosili iz grupe Jehol ističu se po očuvanosti mekog tkiva. Kineske su vrste bile vrlo slične onima iz Solnhofena i Brazila. Dosadašnji ostaci iz Kine pokazuju sličnu, a ako ne i veću raznolikost.

Treće bogato nalazište pterosaura je krečnjak iz Niobrare i druge stijene u Texasu i Kansasu. U njima su pronađeni najveći poznati pterosauri, *Pteranodon ingens* i *Quetzalcoatlus*. Kosti ovih životinja vrlo su često krhke i nalaze se udaljene jedne od drugih.

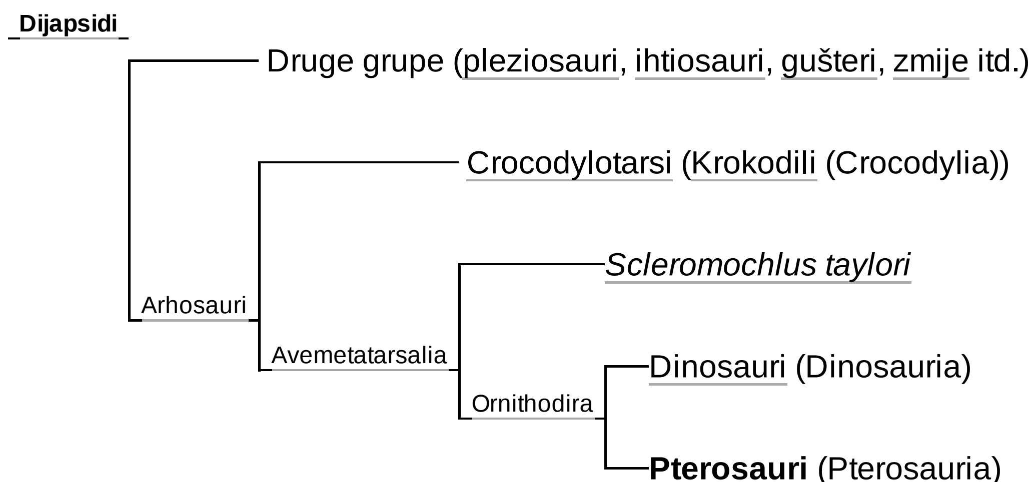
# Izumiranje

Nekada se smatralo da je izumiranje mnogih pterosaura izazvano kompeticijom s ranim pticama. Do kraja krede bile su opstale samo velike vrste pterosaura pa se prema toj hipotezi smatralo da su manje vrste izumrle, a da su njihove niše zauzele ptice.[32] Međutim, izgleda da je smanjenje broja pterosaura (ako je uopće i došlo do njega) bilo nevezano za ptice.[33] Na kraju razdoblja krede došlo je do kredskog izumiranja u kojem su nestali svi dinosauri, srodnici ptica i mnoge druge životinje, a među njima i pterosauri. Postoji i mogućnost da s obzirom da su mnogi pterosauri bili specijalizirani na život u blizini mora, a kredsko bi izumiranje imalo ogroman utjecaj na životinje u moru o kojima su pterosauri ovisili, došlo bi i do izumiranja tih pterosaura. Međutim, Azhdarchidae i Istiodactylidae nisu živjeli blizu mora.

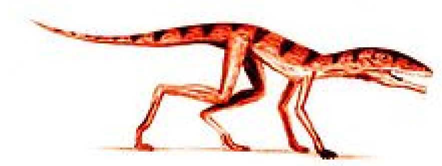
# Evolucija pterosaura

Pterosauri su vjerojatno potekli od arhosaura, koji su također bili preci krokodila i dinosaura. Fosilni podaci o liniji podrijetla pterosaura ne postoje, pa se njihovo podrijetlo može shvatiti samo pomoću usporedbe osobina kod različitih grupa životinja. Glavnim dokazima smatra se građa lubanje. Ona je imala treći otvor prije oka i reduciran *Foramen parietale*, kao i kod arhosaura. Među daljnjim dokazima su zubi tipični za arhosaure, sa smanjenim petim zubom.

Unutar arhosaura, pterosauri vjerojatno predstavljaju sestrinsku grupu dinosaura, pa se oni zajedno svrstavaju u takson *Ornithodira* na temelju iste strukture nožnih zglobova. Njihov međusobni odnos kao sestrinskih grupa, međutim, nije tako dobro potkrijepljen zato što nedostaje nekoliko ključnih zajedničkih osobina. Razvojno stablo koje se trenutno prihvaća je sljedeće:[34]



## Evolucija leta

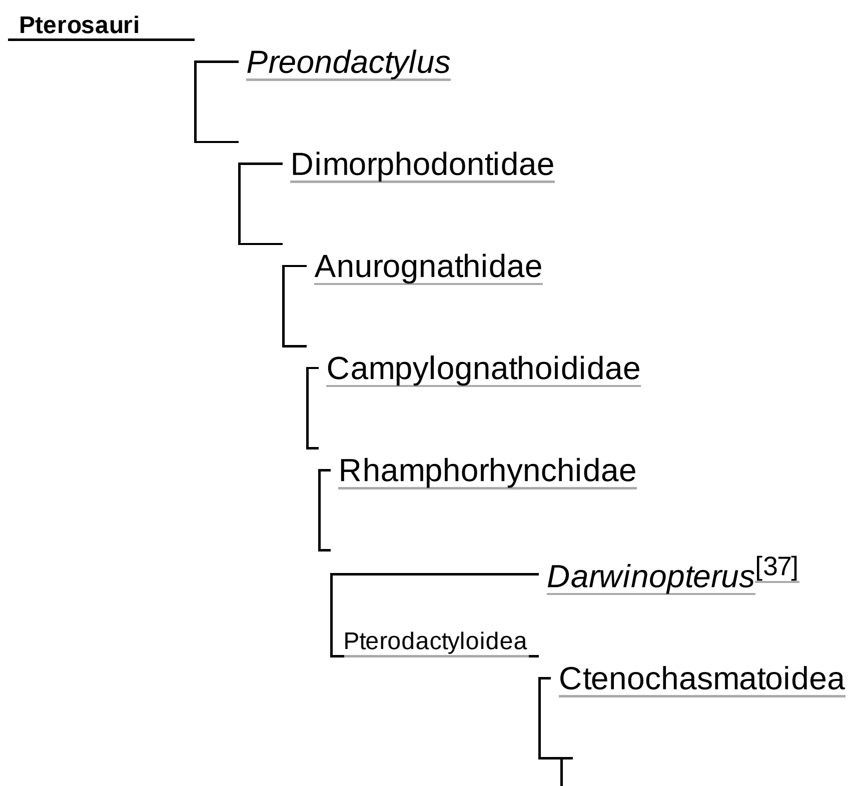

Scleromochlus taylori

Najbližim srodnikom pterosaura i dinosaura smatra se jedna životinja pronađena u Lossiemouthu u Škotskoj, *Scleromochlus taylori*, koji posjeduje neke anatomske osobine obiju grupa. Pretpostavlja se da je *Scleromochlus taylori* bio dobar skakač i možda imao preteču letne kože,ključnu za evoluciju leta. Već je 1914. Huene o njemu napisao: *… to je bila životinja koja klizila kroz zrak i imala višak kože na prednjim udovima, a možda i na drugim mjestima*. On je pretpostavio da je *Scleromochlus* živio na drveću i koristio ga za prvaljivanje većih udaljenosti (hipoteza o životu na drveću).

Teoriju o evoluciji pterosaura od predaka sličnih *Scleromochlusu* je 1999. precizirao Michael Benton, koji je predstavio nove mogućnosti glede načina života vrste *Scleromochlus taylori*, a prije svega izvršio vrlo detaljnu analizu osobina te životinje. Za razliku od Huenea, on je priklonjeniji teoriji koju je 1907. postavio Woodward, tj. da je *Scleromochlus* bio dobar skakač, ali da nije živio na drveću, već na tlu (hipoteza o životu na tlu). Prema tome, prvi pterosauri razvili su se iz takvih vrsta skakača.[35] Još uvijek nije točno utvrđeno koja je od te dvije teorije ispravna, ali je zanimljivo da su te iste teorije postavljene i za evoluciju ptica.

# Sistematika

Klasična podjela pterosaura rasvjetljena je putem filogenetskih istraživanja posljednjih 25 godina. Prema njima kratkorepi pterosauri formiraju prirodnu sistematsku jedinicu, ali su ipak ukorijenjeni u raznim grupama koje se svrstavaju u dugorepe pterosaure. Opisan je veći broj porodica i drugih podtaksona koji su pretežno loše definirani. Slijedi kladogram moguće unutarnje sistematike prema jednom standardnom djelu Davida M. Unwina:[36]





Anurognathus


Dorygnathus

- Ornithocheiroidea
- Dsungaripteroidea
- Azhdarchoidea

# U popularnoj kulturi



Modeli *Quetzalcoatlusa* u South Banku; izradio Mark Witton za 350. godišnjicu Kraljevskog društva

Pterosauri se pojavljuju u popularnoj kulturi isto tako dugo kao i dinosauri, ali obično nisu imali istaknutu ulogu u filmovima, literaturi ili umjetnosti. Dok su se prikazi dinosaura mijenjali s razvojem paleontologije, pretežno zastario prikaz pterosaura održava se još od sredine 20. stoljeća.[38]

Iako se naziv "pterodaktil" vrlo često za njih koristi, prikazane životinje su vrlo često *Pteranodon*, *Rhamphorhynchus* ili izmišljeni spoj ta dva roda.[38] Mnoge dječje igračke i crtići prikazuju "pterodaktile" s dugim krijestama kao kod *Pteranodona* i repom i zubima kao kod *Rhamphorhynchusa*, iako u stvarnosti takav spoj nikada nije postojao. Međutim, barem je jedan primjerak pterosaurauistinu imao krijestu kao kod *Pteranodona* i zube - na primjer *Ludodactylus*, čiji naziv znači "prst-igračka". Tako je nazvan zato što jako nalikuje starim dječjim igračkama sa spomenutim anatomskim greškama.[39] Pterosauri se ponekad netočno identificiraju kao ptice, dok su oni zapravo bili leteći gmazovi, a ptice su potekle od dinosaura teropoda.

Pterosauri su prikazani u romanu Arthura Conana Doylea "*The Lost World*" (1912.) i u filmskoj adaptaciji iz 1925. godine. Korišteni su u velikom broju filmova i televizijskih programa, uključujući i filmove *King Kong* (1933.) i *One Million Years B.C.* (1966.). U posljednjoj je animator, Ray Harryhausen, morao dodati dodatne prste u krila kako se letne membrane ne bi raspale, pa je pterosaur veoma nalikovao šišmišu. Ta jwe greška bila česta još i prije tog filma. Pterosauri su se uglavnom rijetko pojavljivali u filmovima do 2001. godine, kada je snimljen *Jurski park 3*. Međutim, paleontolog Dave Hone je naglasio da nakon čak 40 godina stanke pterosauri u tom filmu nisu mnogo poboljšani u skladu s modernim istraživanjima. Među mnogim greškama koje su se održale od 1960-ih bili su zubi kod vrsta koje ih nisu imale (pterosauri iz *Jurskog parka 3* predstavljali su *Pteranodone*, čiji naziv znači "bezubo krilo"), zatim gniježđenje za koje se još i tada znalo da je netočno, krila od kože, a ne zategnutih membrana od mišićnih vlakana.[38]

# Literatura


- Peter Wellnhofer: *Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs.* Crescent Books, New York, 1991. ISBN 0-517-03701-7
- David M. Unwin: *The Pterosaurs: From Deep Time.* PI Press, New York, 2006., ISBN 0-13-146308-X


# Izvori


1. Caroline Arnold & Laurie A. Caple (2004). "Pterodactyl". Pterosaurs: rulers of the skies in the dinosaur age. Houghton Mifflin Harcourt. p. 23. ISBN 9780618313549.

2. David E. Alexander & Steven Vogel (2004.). Nature's Flyers: Birds, Insects, and the Biomechanics of Flight. JHU Press. str. 191. ISBN 9780801880599.
3. Ron Redfern (2001.). Origins: the evolution of continents, oceans, and life. University of Oklahoma Press. str. 335. ISBN 9780806133591.
4. Animirani model kretanja vrste "Anhanguera santanae" (http://palaeo.gly.bris.ac.uk/dinosaur/Anhanguerastick.gif) pristupljeno 18. travnja 2012.
5. Peter Wellnhofer (1991). str. 76. - 77. i 126.
6. Claessens LP, O'Connor PM, Unwin DM (2009.). "Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism". *PLoS ONE* **4** (2): e4497
7. Wang X, Zhou Z (lipanj 2004.): *Palaeontology: pterosaur embryo from the Early Cretaceous*. Nature 429 (6992): 621.
8. Bennett SC (2000.). "Pterosaur flight: the role of actinofibrils in wing function" (http://www.informaworld.com/smpp/content~content=a907600799~db=all). *Historical Biology* **14** (4): 255–84
9. Naish D, Martill DM (2003.). "Pterosaurs — a successful invasion of prehistoric skies". *Biologist* **50** (5): 213–6
10. Wilkinson MT, Unwin DM, Ellington CP (siječanj 2006.). "High lift function of the pteroid bone and forewing of pterosaurs". *Proc. Biol. Sci.* **273** (1582): 119–26
11. Bennett SC (2007.). "Articulation and Function of the Pteroid Bone of Pterosaurs" (http://www.bioone.org/perlserv/?request=get-abstract&doi=10.1671%2F0272-4634(2007)27%5B881%3AAAFOTP%5D2.0.CO%3B2). *Journal of Vertebrate Paleontology* **27** (4): 881. – 891.
12. Unwin, D. M., Frey, E., Martill, D. M., Clarke, J. B., and Riess, J. (1996.). "On the nature of the pteroid in pterosaurs". *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences* **263** (1366): 45. – 52.
13. Unwin DM, Bakhurina NN (1994.). "*Sordes pilosus* and the nature of the pterosaur flight apparatus". *Nature* **371** (6492): 62. – 64.
14. Wang X, Zhou Z, Zhang F, Xu X (2002.). "A nearly completely articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membranes and "hairs" from Inner Mongolia, northeast China". *Chinese Science Bulletin* **47** (3)
15. Frey et al., (2003.) New specimens of Pterosauria (Reptilia) with soft parts with implications for pterosaurian anatomy and locomotion *Geological Society London Special Publications*
16. Dyke GJ, Nudds RL, Rayner JM (srpanj 2006.). "Limb disparity and wing shape in pterosaurs". *J. Evol. Biol.* **19** (4): 1339–42
17. Witton MP, Naish D (2008.). "A Reappraisal of Azhdarchid Pterosaur Functional Morphology and Paleoecology" (http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0002271). *PLoS ONE* **3** (5): e2271
18. Naish D, Martill DM (2003.). "Pterosaurs — a successful invasion of prehistoric skies". Biologist 50 (5): 213–6.
19. Frey E, Martill DM (1998.). "Soft tissue preservation in a specimen of Pterodactylus kochi (Wagner) from the Upper Jurassic of Germany". Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 210: 421–41.
20. Czerkas, S.A., and Ji, Q. (2002). A new rhamphorhynchoid with a headcrest and complex integumentary structures. In: Czerkas, S.J. (Ed.). *Feathered Dinosaurs and the Origin of Flight*. The Dinosaur Museum:Blanding, Utah, 15-41. ISBN 1-93207-501-1.
21. Witmer LM, Chatterjee S, Franzosa J, Rowe T (rujan 2003.). "Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour". *Nature* **425** (6961): 950–3
22. Mark P. Witton, David M. Martill and Robert F. Loveridge, 2010., "Clipping the Wings of Giant Pterosaurs: Comments on Wingspan Estimations and Diversity", *Acta Geoscientica Sinica*, **31** Supp.1: 79-81
23. Benton, S.C. (1994.). "The Pterosaurs of the Niobrara Chalk." *The Earth Scientist*, **11**(1): 22-25.
24. Pereda-Suberbiola, X., Bardet, N., Jouve, S., Iarochène, M., Bouya, B. and Amaghzaz, M. (2003). "A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco." In: Buffetaut, E. and Mazin, J.-M. (eds.), *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society of London, Special Publications, 217. p.87

25. Martill, D.M. and Unwin, D.M. (2011.). "The world's largest toothed pterosaur, NHMUK R481, an incomplete rostrum of *Coloborhynchus capito* (Seeley 1870) from the Cambridge Greensand of England." *Cretaceous Research*, (advance online publication). DOI:10.1016/j.cretres.2011.09.003 (https://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2011.09.003)
26. Lü Junchang, Pu Hanyong, Xu Li, Wu Yanhua and Wei Xuefang (2012.). "Largest Toothed Pterosaur Skull from the Early Cretaceous Yixian Formation of Western Liaoning, China, with Comments On the Family Boreopteridae" (http://www.geojournals.cn/dzxben/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=201202001&flag=1). *Acta Geologica Sinica* **86** (2): 287–293
27. Unwin, David M. (2006.). *The Pterosaurs: From Deep Time*, str. 246, New York: Pi Press ISBN 0-13-146308-X
28. Wellnhofer, P. (1991.). *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*. New York: Barnes and Noble Books. pp. 124. ISBN 0-7607-0154-7.
29. Steel, L., Martill, D.M., Unwin, D.M. and Winch, J. D. (2005.). "A new pterodactyloid pterosaur from the Wessex Formation (Lower Cretaceous) of the Isle of Wight, England." *Cretaceous Research*, **26**: 686-698.
30. Witton, M.P. (2008.). "A new azhdarchoid pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian?) of Brazil." *Palaeontology*, **51**(6): 1289-1300.
31. Wang, X., Kellner, A.W.A., Zhou, Z., and Campos, D.A. (2008.). "Discovery of a rare arboreal forest-dwelling flying reptile (Pterosauria, Pterodactyloidea) from China." *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**(6): 1983.–1987.
32. Slack KE, Jones CM, Ando T, *et al* (lipanj 2006.). "Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution" (http://mbe.oxfordjournals.org/cgi/reprint/23/6/1144). *Mol. Biol. Evol.* **23** (6): 1144–55
33. Copyrighted excerpt from Richard Butler, Paul Barrett, Steven Nowbath & Paul Upchurch [1] (http://reviewsandessays2.blogspot.com/2009/03/why-pterosaurs-werent-replaced-by-birds.html); might require new link
34. Klassifikation der Reptilien, Seite 419 bis 420, in Michael J. Benton: *Paläontologie der Wirbeltiere.* 2007., ISBN 3-89937-072-4
35. Michael J. Benton, (1999.): *Scleromochlus taylori and the origin of the pterosaurs.* Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B, 354, 1423-1446. (PDF (http://palaeo.gly.bris.ac.uk/Benton/reprints/1999Scleromochlus.pdf))
36. David M. Unwin (2006.): str. 228.
37. Junchang Lü, David M. Unwin, Xingsheng Jin, Yongqing Liu & Qiang Ji: *Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull.* Proc. R. Soc.
38. Hone, D. (2010.). "Pterosaurs In Popular Culture." *Pterosaur.net*, http://www.pterosaur.net/popular_culture.php Accessed online 27. kolovoza 2010.
39. Frey, E., Martill, D., and Buchy, M. (2003.). A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur. In: Buffetaut, E., and Mazin, J.-M. (eds.). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. *Geological Society Special Publication* **217**:56-63. ISBN 1-86239-143-2.

# Dodatna literatura

- Eric Buffetaut: *Flugsaurier - Warmblütige Pioniere der Lüfte*. in: *Spektrum der Wissenschaft.* Heidelberg 2004,11, S. 24-31. ISSN 0170-2971
- Eric Buffetaut, Jean-Michel Mazin (Hrsg.): *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs.* Geological Society Special Publication. Bd 217. The Geological Society, London 2003. ISBN 1-86239-143-2
- Michael Fastnacht: *The first dsungaripterid pterosaur from the Kimmeridgian of Germany and the biomechanics of pterosaur long bones* Acta Palaeontologica Polonica 50 (2): 273–288, 2005.

- Hartmut Haubold: *Literaturbericht Pterosauria 2004-2008.* Zbl. Geol. Paläont. Teil II, Heft 1/2, 47 S., Stuttgart 2009.
- David W.E. Hone & Eric Buffetaut, E. (eds): *Flugsaurier: pterosaur papers in honour of Peter Wellnhofer.* Zitteliana, Reihe B, 28, 255 S.; München 2008. ISSN 1612-4138
- Peter Wellnhofer: *Handbuch der Paläoherpetologie.* Bd 19. Pterosauria. Urban & Fischer, Stuttgart 1978. ISBN 3-437-30269-8
- Peter Wellnhofer: *Die große Enzyklopädie der Flugsaurier.* Mosaik, München 1993. ISBN 3-576-10174-8


# Vanjske poveznice

U Wikimedijinu spremniku nalazi se još gradiva na temu: **Pterosauri**

Wikivrste imaju podatke o: **Pterosauria**

- Pterosauri (http://www.enciklopedija.hr/Natuknica.aspx?ID=50982) (Hrvatska enciklopedija)
- Pterosaur.net (http://www.pterosaur.net/index.php) (**engl.**)
- Baza podataka za pterosaure (http://www.pterosaur.co.uk/) (**engl.**)
- Često postavljena pitanja u vezi s pterosaurima (http://webspace.webring.com/people/mr/ravinray/pterosaur/index.html) (**engl.**)